ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 35, 5, 2001

УДК 576.895.3

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ВЕСЛОНОГИХ И ИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ-ХОЗЯЕВ

© А. В. Марченков

Проведен анализ представителей некоторых таксонов морских бентосных беспозвоночных. В основу анализа было положено предположение, что каждая группа хозяев в силу своего плана строения и образа жизни может предоставить своим сожителям только ограниченное число вполне определенных вариантов местообитаний. Обосновано выделение 5 основных типов микробиотопов, объединяющих различные органы и части тела организма хозяина: 1 — поверхность тела; 2 — узкие трубчатые полости; 3 — крупные полости, соединенные с внешней средой; 4 — полости (в том числе и полость тела), относительно отграниченные от внешней среды, и 5 — одновременно существование паразита и во внешней среде (среде второго порядка), и внутри организма хозяина (среде первого порядка).

Еще в начале XX столетия Хегнер (Hegner, 1929) определил основную цель паразитологии в качестве самостоятельной дисциплины. Он считал, что ее главной задачей является изучение характера взаимоотношений двух организмов («Parasitology is the science or study of parasitism. Parasitims may be defined as the relation that exists between parasites and their hosts». — Hegner, 1929, p. 1), а не отдельно взятых паразита и хозяина, исследование которых является прерогативой зоологии или ботаники. Собственно паразитология должна быть нацелена на изучение того, какого рода изменения возникают у каждого из двух взаимодействующих организмов в процессе становления и развития взаимоотношений между ними.

Позднее Догель (1941) писал по этому поводу в своем классическом учебнике «Общая паразитология» следующее: «Не говоря уже о том, что с практической точки зрения главный интерес в явлениях паразитизма представляет в большинстве случаев не организм (паразит), а среда его обитания (хозяин), но и с теоретической точки зрения эти отношения представляют значительный интерес. Взаимодействие между организмом и средой приобретает в этом случае совсем иной характер, чем обычное взаимодействие свободноживущего организма и его среды. Отношения в смысле обратных ответов и реакций здесь не только значительно более сложны, но нередко и резко отличны по своей природе от аналогичных процессов, разыгрывающихся между неорганической средой и обитающими в ней свободными организмами» (Догель, 1941, с. 8).

То, что организм хозяина является средой обитания паразита (Павловский, 1934), ни у кого не вызывает сомнений. Однако какие именно факторы и как определяют условия существования паразита в такой среде, до сих пор остается в достаточной степени не исследовано. В связи с этим была предпринята попытка проанализировать, какие «экологические ниши» или микробиотопы («стации» или «биотопы», согласно Павловскому) занимают те или иные виды симбиотических (паразитических) веслоногих в организмах разных групп беспозвоночных-хозяев.

В основу приведенного ниже анализа было положено допущение, что каждая группа хозяев в силу своего плана строения и образа жизни может предоставить своим сожителям только ограниченное число вполне определенных вариантов микробиотопов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Настоящая работа основана на обзоре групп бентосных беспозвоночных, выступающих в качестве хозяев симбиотических веслоногих Белого моря. К ним относятся представители следующих таксонов: Porifera, Bryozoa, Polychaeta, Mollusca (Bivalvia), Crustacea, Echinodermata (Asteroida) и Tunicata (Ascidiacea).

Губки как хозяева различного рода симбиотических организмов не могут (видимо, в силу относительной простоты своей организации) предоставить большое разнообразие «биотопов» своим сожителям. Тем не менее с губками ассоциировано значительное количество видов, относящихся к разным таксонам (Vader, 1984a, 1984b; Kamaltynov e. a., 1993; Klitgaard, 1995). Особо хочется отметить работу Клитгаарда (Klitgaard, 1995), в которой автор пишет о фауне беспозвоночных, ассоциированной с 11 видами демоспонгиевых губок из района Фарерских островов. Он отмечает 242 вида эпи- и инфауны, относящихся к 14 таксономическим группам, так или иначе ассоциированных с исследованными видами губок. Среди этих групп доминируют Polychaeta (26 % от общего количества таксонов), Bryozoa (12.8 %) и Nematoda (11.2 %). Анализируя характер взаимоотношений губок и их ассоциантов, Клитгаард обращает внимание на то, что большинство ассоциированных видов используют губок только в качестве субстрата и лишь один вид выступает в роли хищника. К сожалению, ни в этой, ни в других работах веслоногие не упоминаются.

О веслоногих, ассоциированных с губками, известно очень мало, также практически отсутствует информация, посвященная анализу характера их взаимоотношений с хозяевами. Интересен факт, что лишь очень ограниченное число видов веслоногих связано с губками (Humes, 1996), несмотря на то, что копепод — симбионтов других групп морских беспозвоночных известно значительно больше.

В случае, когда в качестве симбионтов губок выступают веслоногие раки, последние в основном оказываются эктопаразитами и локализуются либо на поверхности тела хозяина, либо в полостях канальной системы. Подавляющее большинство веслоногих — симбионтов губок характеризуются чрезвычайно слабой степенью модификации (выраженной обычно в частичной редукции члеников и вооружения плавательных ног) и трансформации формы тела (выраженной в незначительном билатеральном или дорсо-вентральном сжатии просомы или тела в целом), что, по-видимому, объясняется спецификой условий обитания на хозяине. Практически любая часть тела губок (за исключением, пожалуй, узких каналов) представляет собой поверхность, подверженную воздействию всех факторов внешней среды (рис. 1, *а*). Таким образом, все варианты морфологических изменений в различных группах веслоногих с губок представляют собой адаптации, способствующие закреплению паразита на поверхности тела хозяина (рис. 1, *б—е*). Известен единственный случай среди веслоногих, ассоциированных с губками, когда форма тела подвергается сильным изменениям. *Sponginticola uncifer* Tposent, 1928, обитающая в канальной системе нескольких видов губок, имеет вытянутое червеобразное тело без всяких следов сегментации и с практически полностью редуцированными конечностями (рис. 1, *д*). Как полагает Силен (Silen, 1963), подробно переописавший этот вид в 60-х гг. под именем *Clionophilus vermicularis*, этот рак питается, отрывая маленькие кусочки из стенок каналов хозяина. Систематическое положение данного организма до сих пор остается неясным. Силен полагает, что он близок к ламиппидам, однако Готто в своей сводке пишет о положении этого рода: «Affinities remain obscure» (Gotto, 1993; p. 222).

Питание перечисленных выше симбионтов еще слабо специализировано и осуществляется либо путем поедания кусочков «тканей» хозяина, либо путем отнятия у него же части пищи.

Низкий уровень специализации взаимоотношений в симбиотической системе губки—веслоногие, вероятно, может быть объяснен тем, что губки в ходе своей эволюции не достигли уровня тканевой организации.

Мшанки как хозяева симбиотических веслоногих, будучи эволюционно гораздо более продвинуты, нежели губки, из-за относительно малого размера зооидов и

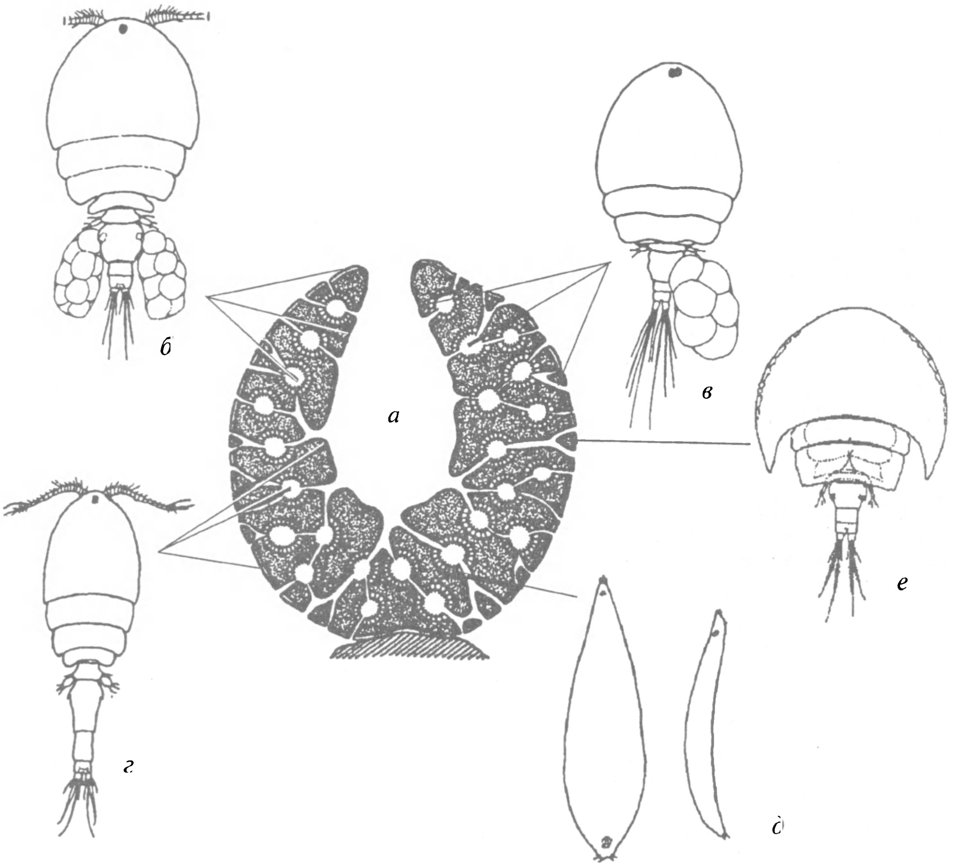


Рис. 1. Варианты микробиотопов, занимаемых веслоногими в организме хозяина — губки.

а — схема строения губки типа лейкон; *б* — *Asterocheres simulans*; *в* — *A. suberitis*; *г* — *Scottocheres elongatus*; *д* — *Sponginticola incifer*; *е* — *Phyllocheres petalus* (по разным авторам).

Fig. 1. Variants of microhabitats engaged by copepods in organism of spongia hosts.

особенностей пространственной организации колоний предоставляют своим веслоногим симбионтам также весьма ограниченный набор вариантов микробиотопов. Никаких данных о находках эндопаразитических веслоногих с мшанок пока нет. Сведений же об эктопаразитах также очень немного (Medioni, Soyer, 1966, 1967; Ivanenko, Smurov, 1997). Независимо от типа колонии (корковая, древовидная или пластинчатая; рис. 2, *а*) местом жизни симбионтов может быть только ее поверхность. Бóльшая часть последней защищена от внешних воздействий плотной кутикулой, зачастую пропитанной углекислой известью, что ограничивает площадь участков, на которых симбионты имеют возможность использовать элементы тела хозяина в качестве пищи. Также неясно, каким образом симбиотические веслоногие избегают или нейтрализуют действие авикулярий, поскольку известно, что мшанки могут использовать некоторые виды свободноживущих копепод в качестве пищи.

Как микробиотоп поверхность колонии требует от веслоногих определенных приспособлений к существованию в условиях значительного тока воды, которому копеподы вынуждены противостоять. Такого рода приспособления имеют сходный характер у представителей двух отрядов копепод — Harpacticoida (рис. 2, *б*, *г*) и Siphonostomatoida (рис. 2, *в*), как наиболее часто ассоциированных с мшанками.

Можно определить два направления в развитии этих приспособлений. Во-первых, подвергается модификации форма тела, которое уплощается в дорсо-вентральном

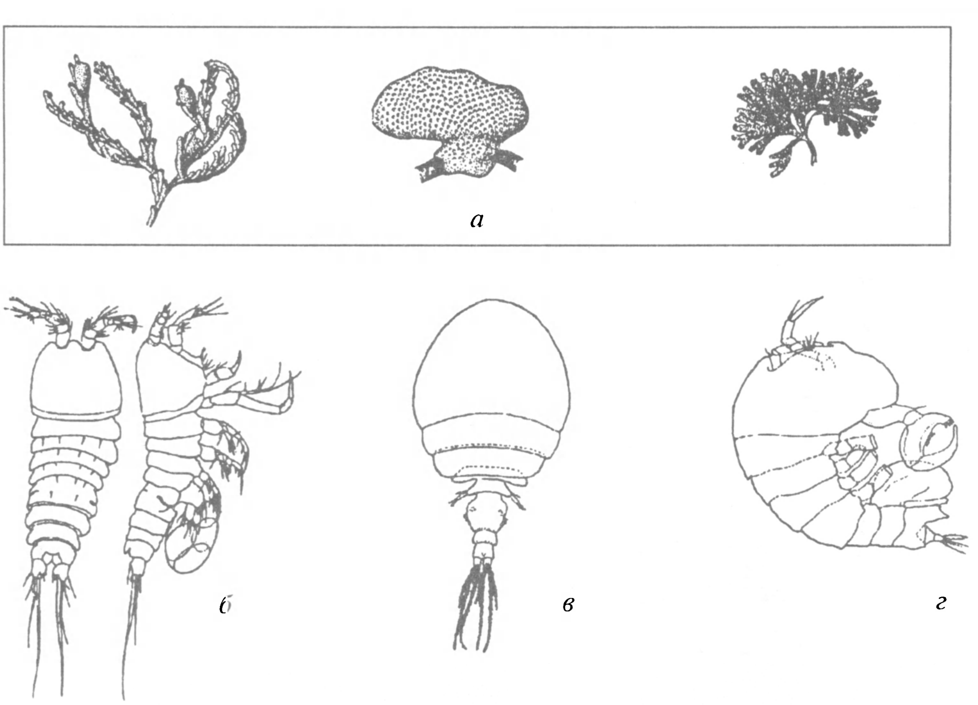


Рис. 2. Варианты микробиотопов, занимаемых веслоногими в организме хозяина — мшанок.

а — типы организации колоний (слева направо): древовидная, корковая, пластинчатая; *б* — *Laophonte drachi* (Harpacticoida); *в* — *Asterocheres flustrae* (Siphonostomatoida); *г* — *Tegaster knoepffleri* (Harpacticoida) (по разным авторам).

Fig. 2. Variants of microhabitats engaged by copepods in organism of bryozoa hosts.

направлении. Просома при этом расширяется, что позволяет симбионту плотно прижиматься к поверхности колонии (рис. 2, *б*, *в*). Во-вторых, получают значительное развитие максиллулы и/или максиллипеды, приобретающие вид больших крючьев или клешней, которыми рак прочно закрепляется на поверхности колонии, сохраняя возможность передвигаться по ней. Все это уменьшает риск быть смытым током воды (рис. 2, *г*). У сифоностоматид, помимо этого, происходит специализация ротового аппарата. Сифон (ротовой конус) удлиняется и становится более тонким. Когда рак не питается, сифон подогнут вниз и лежит вдоль вентральной поверхности просомы. Во время питания сифон отгибается и располагается перпендикулярно продольной оси тела. По-видимому, он вводится в ткани зооида, за счет которого и происходит питание паразита.

Таким образом, в рассматриваемой паразито-хозяинной системе отношения более специализированные, нежели в системе губки—веслоногие. Об этом свидетельствуют преобразование формы тела и специализация ротового аппарата. Последняя, в свою очередь, может быть отражением возникновения метаболической зависимости паразита от хозяина.

Многощетинковые черви как хозяева симбиотических веслоногих предоставляют последним значительно более широкий спектр разнообразных вариантов среды обитания (среды первого порядка), чем вышерассмотренные группы. Это объясняется целым комплексом причин: сложным и достаточно разнообразным строением хозяев, различиями в условиях существования и, следовательно, различиями в образе жизни. Большое количество производимых хозяином продуктов (например, слизи), относительная мягкость и механическая проницаемость их покровов, т. е. доступность всей поверхности тела хозяина, неспециализированный иммунитет (Горышина, Чага, 1997) — все это, вместе взятое, обусловило появление большого

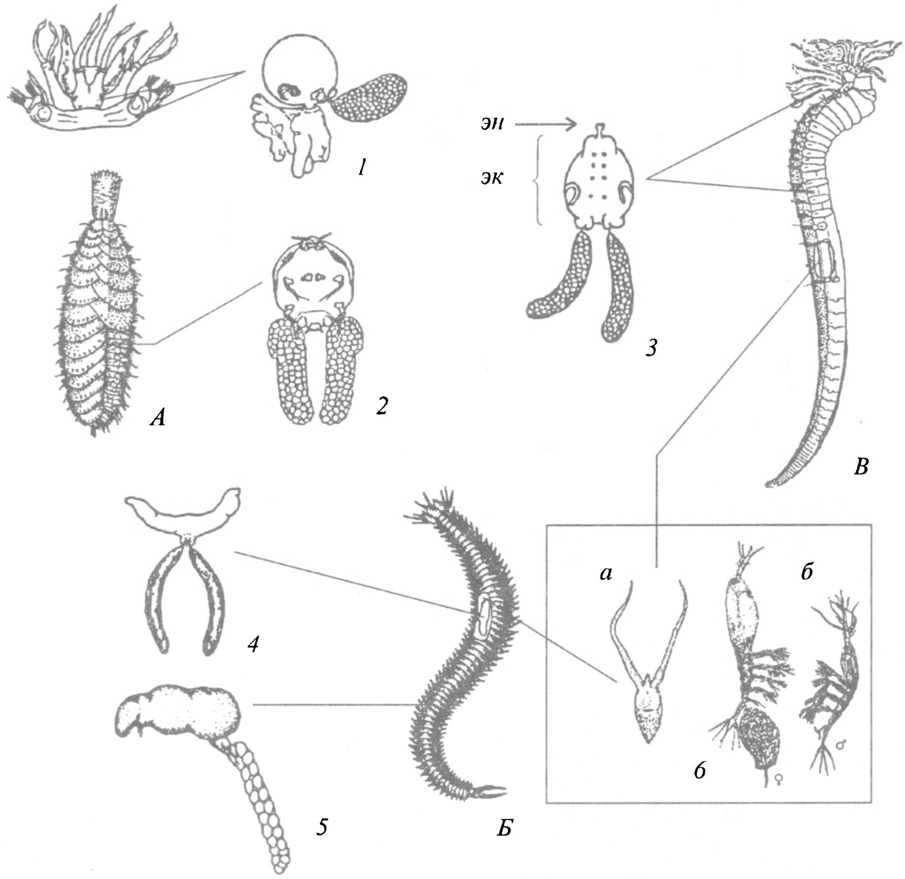


Рис. 3. Варианты микробиотопов, занимаемых веслоногими в организме хозяев — многощетинковых червей.

Хозяева: представители экологической группы Errantia: *А* — *Harmathoe* sp., *Б* — *Nereis* sp.; представитель экологической группы Sedentaria: *В* — *Terebellides stroemi*. Паразитические веслоногие: *1* — *Herpyllobius arcticus*; *2* — *Selioides* spp.; *3* — *Melinnacheres* spp.; *4* — *Aphanodomus terebellidis*; *5* — *Nereicola ovatus*; *6* — *Haemocera danae*: *а* — личиночная эндопаразитическая стадия, *б* — взрослая свободноживущая планктонная стадия; *эк* — эктосома, *эн* — эндосома (по разным авторам).

Fig. 3. Variants of microhabitats engaged by copepods in organism of polychaete hosts.

разнообразия форм, ассоциированных с многощетинковыми червями. Среди этих копепод наблюдаются практически все варианты отношений с хозяевами: от слабо специализированных, вероятно комменсальных, форм, живущих в трубках или на поверхности тела своих хозяев, до очень хорошо адаптированных экто- и эндопаразитов (O'Reilly, 1991, 1995). При этом первые характеризуются достаточно незначительными модификационными изменениями и в общем сохраняют исходный план строения (рис. 3, *2*). Эндопаразиты же в подавляющем большинстве случаев сильно трансформированы и обнаруживают тенденцию не только к утрате внешней сегментации тела и конечностей, но и к редукции в той или иной степени некоторых систем внутренних органов (рис. 3, *4*, *6*). Несколько особняком стоят так называемые мезопаразиты — паразиты, у которых тело морфологически и функционально подразделено на две части, находящиеся в двух разных средах. Эндосома располагается внутри тела хозяина, обычно в целомической полости, и выполняет, в первую очередь, трофическую функцию. Эктосома находится во внешней среде. Она обычно содержит половой аппарат, и из нее осуществляется вывод половых продуктов (рис. 3, *1*).

При настоящем эндопаразитизме (рис. 3, *4*) у копепод наряду с утратой функционально бесполезных морфологических и анатомических структур остающиеся часто кардинально меняют свое функциональное назначение. Иногда этим дело не ограничивается: наиболее специализированные паразиты могут приобретать и принципиально новые структуры. Одной из важнейших причин подобного рода преобразований становится, на мой взгляд, коренная смена характера пищи и способа питания. Великолепный пример, иллюстрирующий это предположение, мы наблюдаем у *Aphanodomus terebellidis*, у которого ввиду полной редукции кишечника (Bresciani, Lutzen, 1966) поступление питательных веществ, вероятно, осуществляется через кутикулу.

Моллюски очень неоднородны как по строению, так и по образу жизни. В качестве хозяев для симбиотических раков, в том числе веслоногих, выступают представители практически всех таксонов высокого ранга этого типа. Мы можем сразу же выделить две основные морфологические группы, определяемые особенностями организации моллюсков как хозяев симбиотических веслоногих.

В первую группу попадают таксоны, представители которых характеризуются наличием в значительной степени редуцированной раковины, т. е. не имеют механического барьера и широко открыты для инвазии. Это абсолютное большинство головоногих (Cephalopoda), беспанцирные моллюски (Aplacophora) и голожаберные моллюски (Nudibranchia).

На жабрах, в мантийной полости, яйцах и на коже головоногих паразитируют представители 3 родов почти не трансформированных лихомольгид. У представителей беспанцирных моллюсков на жабрах найдена в достаточной степени специализированная копепода *Neomenicola gibber* (Авдеев, Авдеев, 1991), также относящаяся к лихомольгидам. С голожаберных описаны немногочисленные представители нескольких видов лихомольгид и дисковидно сплюснутых эктопаразитических сифоностомных артротрогид, поселяющихся на покровах, среди папилл, цирр, жабр и в генитальной полости (Humes, Stock, 1973; Gotto, 1993). Незначительное количество сильно трансформированных представителей поецилостоматидного семейства Splanchnotrophidae Norman et Scott, 1906 переходит к эндопаразитизму, в том числе и в голожаберных моллюсках, поселяясь при этом в полости тела хозяев (Laubier, 1964; Gotto, 1979; Ho, 1981).

Во вторую группу попадают животные-хозяева с хорошо развитой раковиной. Наиболее обычны случаи симбиоза с копеподами среди двустворчатых (Bivalvia) и брюхоногих (Gastropoda) моллюсков, реже встречаются веслоногие, паразитирующие на хитонах (Polyplacophora). Наличие у представителей этих групп хорошо развитой раковины или сильно склеротизированных покровов, а у большинства двустворчатых и способности к активной фильтрации значительных объемов воды определило стратегию развития определенных вариантов симбиотических отношений. Копеподы, будучи не в состоянии преодолеть естественный механический барьер (раковину хозяина) напрямую, вынуждены использовать очень ограниченное количество обходных вариантов проникновения под такую защиту. Они могут контактировать с мягкими покровами хозяина только тогда, когда моллюск либо приоткрывает раковину, либо движется, либо активно фильтрует. Таким образом, паразит попадает в мантийную полость двустворчатых моллюсков (рис. 4, *е*, *ж*, *з*) либо в ротовую полость брюхоногих моллюсков (рис. 4, *д*), где в подавляющем большинстве случаев и остается. Большинство видов ассоциированных копепод, обитающих в мантийной полости двустворчатых моллюсков, не претерпевают морфологических изменений по сравнению со свободноживущими видами (рис. 4, *ж*, *з*).

Следующим этапов становления симбиотических отношений моллюсков и веслоногих является попытка перехода последних к эндопаразитизму. Однако этот путь не получил широкого распространения, подтверждением чему служит тот факт, что из более чем 200 известных видов копепод, ассоциированных с моллюсками, только около 40 можно отнести к эндопаразитам (internal parasites — Ho, Thatcher, 1989). Большинство эндопаразитов не идет дальше проникновения в жаберные лепестки, в

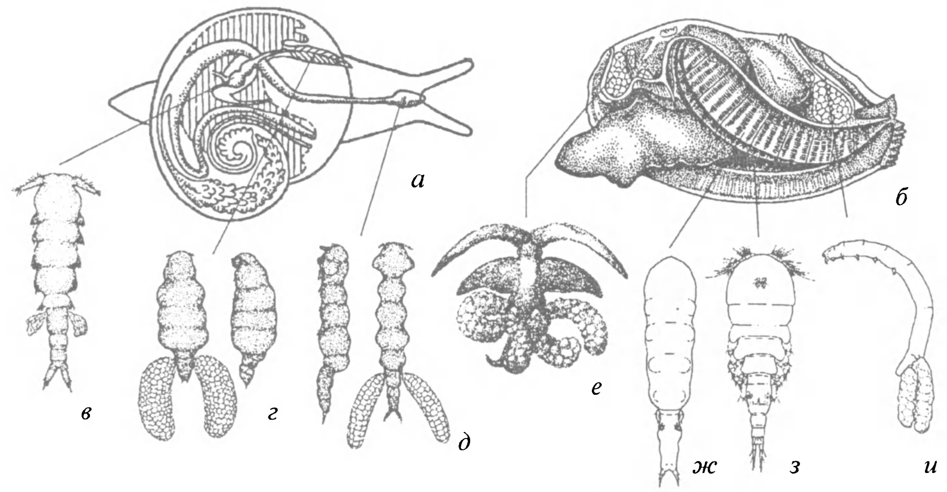


Рис. 4. Варианты микробиотопов, занимаемых веслоногими в организме хозяина — моллюска.

а, *б* — схемы строения брюхоногого и двустворчатого моллюсков соответственно; *в* — *Ozmana haemophila*; *г* — *Philloblenna tumida*; *д* — *Parapanaietis tegulae*; *е* — *Axinophilus thyasirae*; *ж* — *Myicola metisiensis*; *з* — *Ostrincola patagonianis*; *и* — *Mytilicola fimbriatus* (по разным авторам).

Fig. 4. Variants of microhabitats engaged by copepods in organism of mollusc hosts.

ходе чего претерпевают незначительные редукционную модификацию и трансформацию формы тела (рис. 4, *г, ж*). Очень ограниченное число видов копепод идут дальше по пути становления эндопаразитизма. Один вид — *Mytilicola fimbriatus* (рис. 4, *и*) переходит к существованию в кишечнике своего двустворчатого хозяина *Arca decussata* (Humes, Ho, 1970) и соответственно гораздо сильнее специализирован, нежели его родственники из жаберных лепестков. Другой вид — *Ozmana haemophila* (рис. 4, *в*) описан как паразит гемоцеля пресноводного брюхоногого моллюска *Pomacea maculata* (Ho, Thatcher, 1989). Трансформация формы тела хотя и имеет место в этом случае, однако мало отличается от таковой у копепод — паразитов жаберных нитей брюхоногих (рис. 4, *ж*). И наконец, самым трансформированным оказывается *Axinophilus thyasirae* (рис. 4, *е*) из пластинчатожаберных моллюсков *Thyasira flexuosa* и *T. sarsi* (Bresciani, Ockelmann, 1966). Этот паразит обитает в мантийной полости хозяина, погрузив пару передних роговидных придатков в ткани переднего мускула-замыкателя.

На хитонах описаны наиболее специализированные паразиты из сем. Chitonophilidae (Авдеев, Сиренко, 1991; Nagasawa e. a., 1991). Эктосома этих паразитов лежит в жаберной борозде хозяина, а эндосома — в полости тела или в мантии моллюска (по данным Авдеева и Сиренко, 1991) и в околокишечном кровяном синусе (по данным Nagasawa e. a., 1991). По всей видимости, они реализуют практически тот же вариант взаимоотношений с хозяином, что имеет место у херпиллобиид.

Таким образом, основными микробиотопами, предоставляемыми моллюсками копеподам, являются в первую очередь жабры или мантийная полость (жаберная борозда лорикат), и лишь затем остальная поверхность тела, почти не привлекающая внимания потенциальных симбионтов. Несмотря на кажущуюся открытость для инвазии представителей первой группы, симбиотические отношения с копеподами ими реализуются достаточно редко. В подавляющем большинстве случаев эти отношения сохраняют признаки самых примитивных форм симбиоза. Вероятно, практически полное отсутствие специализированных эндопаразитов можно объяснить сильной редукцией полости тела у хозяев. Эндопаразитические веслоногие предпочитают занимать именно этот гостальный биотоп в теле хозяина.

Число видов эктопаразитов у моллюсков значительно меньше, чем у полихет. Причин тому может быть несколько. Однако все высказанные ниже предположения требуют серьезной проверки. Головоногие, вероятно, способны очищать поверхность своего тела щупальцами, что освобождает их от уже успевших осесть симбионтов и в историческом плане помешало становлению близких отношений с веслоногими. Беспанцирные моллюски ведут зарывающийся образ жизни, что само по себе препятствует возможности контакта с инвазионными плавающими стадиями копепод. Голожаберные моллюски имеют великолепную защиту в виде стрекательных капсул гидроидов и собственных токсинов, что может обеспечивать им защиту от потенциальных паразитов. Хитоны со спинной стороны почти полностью прикрыты пластинами раковины, а незащищенные участки поверхности тела покрыты плотной кутикулой. Брюшная же поверхность хитонов тоже малодоступна для потенциальных паразитов из-за плотного прилегания к субстрату. По-видимому, только жаберная борозда в некоторые моменты остается незащищенной и подвергается заражению.

В целом достаточно низкий уровень специализации симбиотических копепод, связанных с моллюсками, можно объяснить следующей причиной. Обитание в относительно замкнутой полости с хорошей аэрацией, избытком пищевых частиц или слизи хозяина в сочетании с возможностью беспрепятственно выводить потомство во внешнюю среду, по-видимому, позволяет симбионтам сохранять достаточно большое количество архаичных признаков. Сказанное относится не только к морфологии раков, но и к характеру их отношений с хозяевами. Постоянство окружающей среды и избыточная обеспеченность пищевыми ресурсами не стимулируют симбионтов к углублению взаимоотношений с моллюсками.

Ракообразные как хозяева симбиотических веслоногих предоставляют им вполне предсказуемые варианты местообитаний. Поскольку вся поверхность тела ракообразных покрыта в различной степени развитой кутикулой, то легко определить условия и места на теле хозяев, подходящие для поселения паразитов. В первую очередь это различного рода полости, сообщающиеся с внешней средой. К такого рода микробиотопам относятся жаберная полость (рис. 5, *б*) и полость марсупиальных сумок (рис. 5, *а*), которые оккупирует подавляющее большинство паразитических веслоногих с ракообразных. Вторым микробиотопом по частоте встречаемости там веслоногих являются сочленения соседних сомитов тела и члеников конечностей между собой и места крепления конечностей к телу, т. е. те участки покровов, где кутикула наименее склеротизирована (рис. 5, *в*, *г*). Наконец, практически на любом участке поверхности тела мизид встречаются представители рода *Aspidoecia* (рис. 5, *д*).

Любопытен тот факт, что из 5 отрядов веслоногих, в составе которых известны симбионты беспозвоночных, к паразитированию на ракообразных переходят представители одного отряда — Siphonostomatoida. Среди членов последнего только семейство Nicothoidae целиком перешло к паразитированию на различных группах ракообразных. К настоящему моменту в это семейство включают 110 видов, относящихся к 20 родам (Boxshall, Defaye, 1995). Из них 76 видов относятся к роду *Sphaeronella*, среди которых 42 вида паразитируют в марсупиуме бокоплавов.

В качестве хозяев представители этого семейства используют следующие группы ракообразных: Amphipoda, Decapoda, Isopoda, Mysidacea, Cumacea, Leptostraca, Tanaidacea, Ostracoda. Более 40 % видов симбиотических веслоногих приходится на бокоплавов, 18 % — на ракушковых раков и 15 % — на десятиногих, тогда как среди остальных групп хозяев этот показатель достигает в лучшем случае 12 %, как например у Isopoda и Cumacea (Boxshall, Lincoln, 1983).

Специфика обитания в сходных по условиям существования марсупиальных сумках и жаберных полостях наложила определенный отпечаток на морфологию и биологию паразитов. Размеры взрослых самок жестко ограничены объемом полости. Представители всех родов трансформированы сходным образом: они имеют более или менее шарообразную форму тела и практически редуцированные конечности (речь идет исключительно о самках, поскольку самцы карликовые и видоизменены значительно слабее и в ином направлении). Более или менее одинаково осуществля-

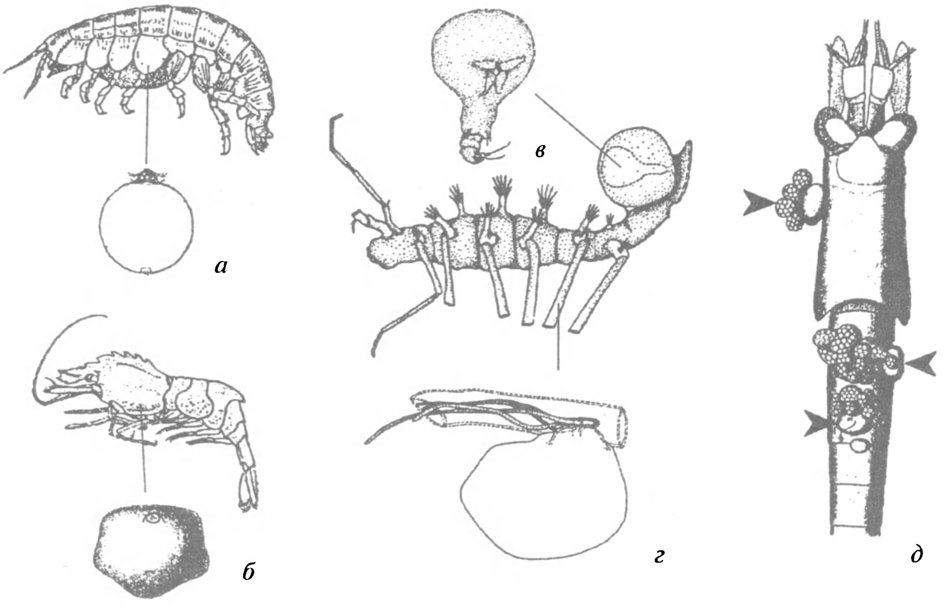


Рис. 5. Варианты микробиотопов, занимаемых веслоногими в организме хозяина — ракообразного.

а — *Sphaeronella* sp.; *б* — *Choniostoma* sp.; *в* — *Choniorhiza enaulus* в цисте на дорзальной поверхности тела хозяина — равноногого рака рода *Dendromunna*; *г* — *Diexanthema apoda*, прикрепленная к переоподу хозяина — равноногого рака *Bathybadistes spinosissima*, показаны 4 ротовых отростка (oral rootlets) внутри конечности хозяина; *д* — *Aspidoecia normanni* на поверхности тела хозяина — мизиды рода *Erythrops* (самки паразита с яйцевыми мешками указаны стрелками) (по: Boxshall, Lincoln, 1983; Boxshall, Harrison, 1988; Hansen, 1897, с изменениями).

Fig. 5. Variants of microhabitats engaged by copepods in organism of crustacean hosts.

ется специализация комплекса ротовых органов, образующих подобие присоски со стилетовидными мандибулами и приспособленных к питанию жидкой пищей путем прокалывания покровов хозяина. Однако существует и другая точка зрения на питание паразитов марсупиальных сумок. По мнению Готто (Gotto, 1979), оно осуществляется за счет яиц хозяина, что, на мой взгляд, не соответствует типу организации ротового аппарата. Яйцевые мешки обитателей и марсупиальных сумок, и жаберных полостей лежат свободно в полости, занимаемой паразитом. Здесь же из яиц выводятся копеподитные стадии.

Вместе с самкой в марсупиуме обычно находятся один самец, несколько (до 11) яйцевых мешков, близких по размерам к яйцам хозяина и содержащих яйца, находящиеся на разных стадиях зрелости, и несколько вылупившихся личинок. Патогенное воздействие хониостоматид на их хозяев, согласно Бредфорд (Bradford, 1975), весьма незначительно и может выражаться в ингибировании процесса овуляции и/или откладки яиц у хозяина.

Паразиты прекрасно адаптированы к жизненному циклу хозяев. Так, обитатели марсупиальных сумок всегда заражают самок хозяина в период вынашивания яиц в данной популяции. При этом, согласно моим наблюдениям, никаких яиц хозяина или их остатков в заселенном марсупиуме не наблюдается. Это подтверждает предположение, высказанное еще Бойманом и Кеникером (Bowman, Kornicker, 1967) и Хамондом (Hamond, 1973), о ингибирующей роли паразитов в процессе размножения хозяина. Исходя из того, что в марсупиуме хозяина находятся яйца паразита на разных стадиях развития и уже вылупившиеся личинки, можно предположить, что паразиты используют марсупиальную и жаберную полости хозяина в качестве своеобразной выводковой камеры. Подтверждением этому служит тот факт, что за исключением двух родов — *Choniosphaera* и *Choniomyzon*, у которых из яйца выходит науплиус, у всех остальных никотоид вылупление происходит на стадии первого копеподита.

Обитание на поверхности тела хозяина не получило распространения. Паразиты встречаются только на двух группах хозяев (Isopoda и Mysidacea). Все они характеризуются высокой степенью специализации независимо от их видовой принадлежности и от того, на каком участке тела хозяев, относящихся к разным группам, они поселяются. Как правило, они приобретают сходные морфологические и физиологические адаптации. Тело самок подразделяется на нитевидную, иногда сильно ветвящуюся эндосому, лежащую в полости тела хозяина и выполняющую трофическую функцию, и на более или менее округлую эктосому, которая берет на себя генеративную функцию (рис. 5, *г*, *д*). По своим морфологическим и биологическим особенностям такие формы могут быть отнесены к группе мезопаразитов. Остается неясным вопрос, каким образом паразиты переживают периоды линьки хозяина, сопровождаемые сменой кутикулы. Вполне вероятно, что они могут ингибировать этот процесс или успевают завершить свой цикл в промежутках между линьками хозяина.

В качестве хозяев веслоногих могут выступать иглокожие из всех рецентных классов: Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea, Holothuroidea и Crinoidea. На них паразитируют представители 25 родов копепод, из которых 4 рода относятся к Harpacticoida, 11 — к Poecilostomatoida и 10 родов — к Siphonostomatoida (Humes, Dojiri, 1984). Они предоставляют своим симбионтам два основных микробиотопа — поверхность тела и различного рода полости.

В тех случаях, когда хозяева имеют достаточно развитые мягкие покровы поверх известкового скелета, они обладают значительным количеством эктопаразитов. Обитание на поверхности тела иглокожих вызывает у веслоногих появление вполне определенных приспособлений, выражающихся обычно в усиленном развитии некоторых головных конечностей и уплощении тела.

У некоторых сифоностоматид наблюдается более глубокая специализация взаимоотношений с хозяином. Отдельные виды, паразитирующие на коже морских звезд, индуцируют образование галлов (например, *Scottomyzon gibberum* с *Asterias rubens* (рис. 6, *а*, *б*). Галлы, вызываемые паразитированием скоттомизона, сформированы за счет разрастания мягких покровов хозяина, образующих связанную небольшим

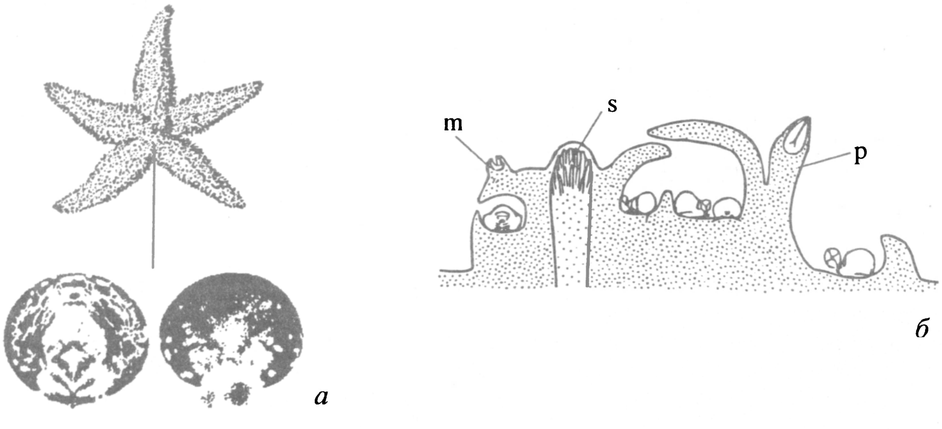


Рис. 6. *Scottomyzon gibberum* — эктопаразит морской звезды *Asterias rubens*.

а — самка *Scottomyzon gibberum* вентрально и дорзально; *б* — схематическое изображение поперечного среза через участок поверхности тела хозяина с галлами, вызванными паразитами; *m* — микропедициллярия, *p* — педициллярия, *s* — спикула экзоскетела (по: Rottger, 1969, с изменениями).

Fig. 6. *Scottomyzon gibberum* — ectoparasite of *Asterias rubens*.

отверстием с внешней средой полость, в которой находится одна или несколько шарообразных половозрелых самок. Личиночные стадии, самцы и молодые самки обитают непосредственно на поверхности тела хозяина как типичные эктопаразиты и характеризуются отсутствием каких-либо изменений формы тела (Rottger, 1969). Механизм образования галлов пока не исследован.

В тех случаях, когда покровы достаточно жестки и мало приспособлены для обитания на них эктопаразитов, мы сталкиваемся с несомненным преобладанием эндопаразитических форм. Каждая из этих групп в силу особенностей своего морфологического и анатомического строения предоставляет копеподам разные варианты местообитаний.

Так, веслоногие, ассоциированные с офиурами (Ophiuroidea), оккупируют поверхность тела (рис. 8, *б*, *г*), бурсальные полости (рис. 8, *д*, *е*) и стимулируют образование галлов в лучах хозяев, как например *Astrochordeuma appendiculosum*, паразит *Astrocharis gracilis* (рис. 8, *в*). Целое семейство Chordeumiidae, объединяющее представителей 6 родов, в полном составе перешло к эндопаразитизму на офиурах (Boxshall, 1988). Помимо этого, только в этом семействе мы встречаем гиперпаразита веслоногих — многощетинкового червя сем. Eunicidae (рис. 8, *ж*), обитающего в выводковой камере копеподы *Ophioica tenuibrachia* (Heegard, 1951).

У морских ежей веслоногие паразитируют в пищеводе (преобладающий микробиотоп для тениакантид, согласно Хьюмсу и Дойри, — Humes, Dojiri, 1985) или в галлах, образующихся на внутренней поверхности панциря. *Calvocheres globulosus* индуцирует образование вздутий в стенках игл морских ежей *Calveria gracilis* (рис. 7, *а*) (Hansen, 1902), в полости которых он и обитает, а *Pionodesmotes phormosomae* индуцирует появление глубоких впячиваний покровов *Phormosoma uranus* (рис. 7, *б*). Отличие таких галлов от галлов, индуцируемых скоттомизоном, состоит в том, что в состав стенок галла активно включается известковый скелет хозяина. Для эндопаразитов обычна тенденция к значительной трансформации формы тела, выражающаяся обычно в утрате сегментации в той или иной степени, в практически полной редукции конечностей и в развитии некоторых морфологических адаптаций, отнесенных А. В. Ивановым (1937) к категории новообразований.

Более разнообразные варианты микробиотопов в теле хозяина мы встречаем у Holothuroidea.

Наибольшее количество видов, представляющих разные таксоны веслоногих, при очень высоких значениях зараженности хозяев обитает непосредственно на поверхности тела голотурий. Характерной особенностью таких паразитов является изменение формы тела, обычно выражающееся в дорсо-вентральном уплощении и преобразовании плавательных конечностей в конечности ползательного типа (рис. 9, *б*). Значительное количество видов веслоногих освоили в качестве микробиотопа полость тела голотурий. Большинство видов сохраняют практически не измененные форму тела и конечности (рис. 9, *г*). Это, на мой взгляд, можно объяснить некоторым «сходством» условий существования небольших по размеру организмов во внешней среде и в обширной полости тела крупных голотурий. Помимо этого, для таких паразитов обычным является использование своего местообитания и в качестве своеобразной выводковой камеры, где происходит развитие и рост личинок до стадий, на которых осуществляется расселение паразита. Проникновение некоторых видов паразитов в полость тела может происходить путем прободения стенки пищеварительного тракта. Так, например, *Allantogynus tubulosa*, который обычно локализован в передней части полости тела своего хозяина — голотурий *Holothuria tubulosa* и *H. stellari*, достигает места постоянного поселения, прорывая стенку глотки хозяина (Humes, 1980). Наряду с этим встречаются и очень специализированные формы, представленные единственным семейством Cucumaricolidae, содержащим только два вида одного рода. Эти веслоногие (рис. 9, *д*) переходят к своеобразной форме тканевого паразитизма. Они живут «в целоме голотурий в практически замкнутых мягких цистах» (Рыбаков, Долматов, 1991, с. 44—45). Сама циста является разросшейся половой трубочкой голотурии. Вся полость цисты заполнена соединительной

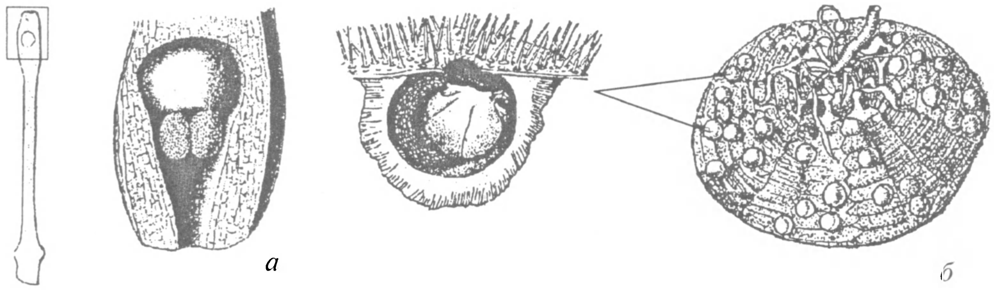


Рис. 7. Варианты микробиотопов, занимаемых веслоногими в организме хозяина — морского ежа.

а — *Calvocheres globulosus* в галле внутри иглы морского ежа *Calveria gracilis*; *б* — *Pionodesmotes phormosomae* в галле на внутренней поверхности стенки тела хозяина — мягкотелого морского ежа *Phormosoma uranus* (по: Hansen, 1902; Догель, 1941).

Fig. 7. Variants of microhabitats engaged by copepods in organism of sea urchin.

тканью, в которой авторами отмечены как самки и самцы, так и яйцевые мешки с яйцами на разной степени развития вплоть до науплиусов. Половозрелые самки сильно трансформированы, слабо подвижным остается только передний участок тела. Однако пищеварительная система, против всех ожиданий, практически не подвергается редукции и сходна с таковой свободноживущих копепод.

Значительно менее используемым микробиотопом оказываются различные отделы пищеварительной системы. Заселению подвергаются в основном отделы, приближенные к внешней среде, такие как пищевод (рис. 9, *в*) и задняя кишка (рис. 9, *е*), хотя представители рода *Lecanurius* отмечены во всех отделах кишечника.

Среди оболочников (Tunicata) в качестве хозяев симбиотических копепод в подавляющем большинстве случаев выступают асцидии (Ascidiacea). Это, пожалуй, самая интенсивно используемая веслоногими группа среди других бентосных беспозвоночных. Заражению подвергаются как одиночные, так и колониальные формы, что, вероятно, обусловлено активно фильтрующим образом жизни взрослых асцидий. Веслоногие занимают практически все существующие варианты местообитаний, предоставляемые им хозяевами (Illg, 1958; Illg, Ooishi, 1977).

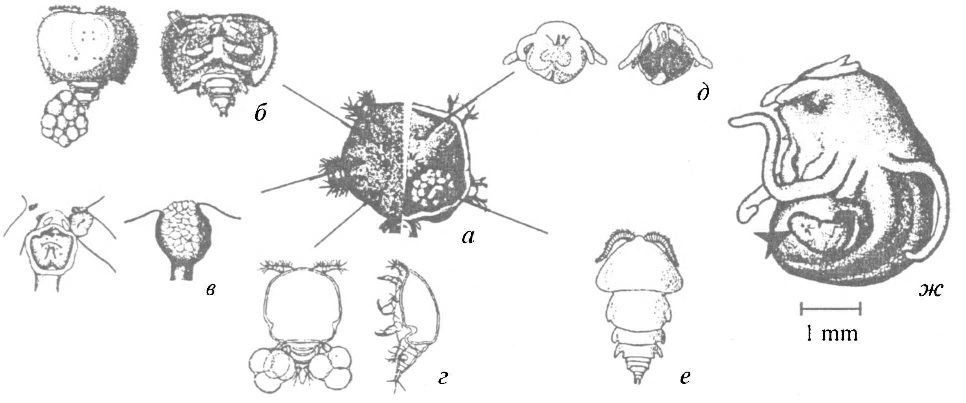


Рис. 8. Варианты микробиотопов, занимаемых веслоногими в организме хозяина — офиуры.

а — диск хозяина — офиуры, слева — дорзальная поверхность, справа — полость тела; *б* — *Cancerilla ampla*; *в* — *Astrochordeuma appendiculosum*; *г* — *Paporphiopsyllus ligatus*; *д* — *Ophioica tenuibrachia*; *е* — *Codoba discoveryi*; *ж* — *Ophioica tenuibrachia* с гиперпаразитической Eunicidae (отмечена стрелкой) в выводковой камере (по: Догель, 1941; Heegard, 1951; Humes, Hender, 1972).

Fig. 8. Variants of microhabitats engaged by copepods in organism of ophiuroid hosts.

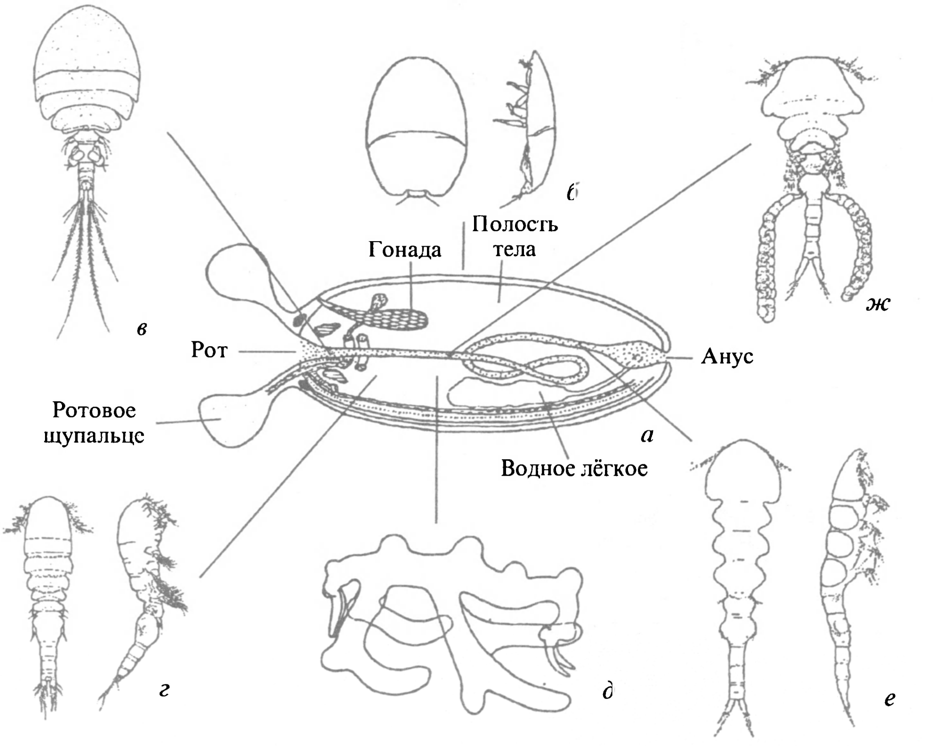


Рис. 9. Варианты микробиотопов, занимаемых веслоногими в организме хозяина — голотурии.

а — схема строения голотурии; *б* — *Nanaspis* spp.; *в* — *Scambicornus* spp.; *г* — *Chauliolobion* sp.; *д* — *Cucumaricola curvatus*; *е* — *Synapricola teres*; *ж* — *Lecanurius* sp. (по разным авторам).

Fig. 9. Variants of microhabitats engaged by copepods in organism of holothurian hosts.

Среди веслоногих, ассоциированных с асцидиями, до сих пор не были найдены эктопаразитические формы. Вероятно, в этом случае барьерную роль играет хорошо развитая плотная туника, полностью перекрывающая доступ веслоногим к мягким тканям асцидии. Однако нельзя не отметить, что представители других групп беспозвоночных, относимые к категории обрастателей, все же активно используют поверхность туники в качестве субстрата для прикрепления.

Тем не менее среди копепод существует несколько видов, перешедших к обитанию в толще самой туники (рис. 10, *д*), например *Scolecimorpha joubeni*, паразитирующая в кровеносных сосудах туники. Однако все они локализованы в самых внутренних, пограничных, слоях туники, примыкающих к мягким тканям хозяина. Подобная локализация могла вторично возникнуть в результате миграции веслоногих, исходно проникших в хозяина через вводной сифон. Таким образом, мы определяем и единственные широко открытые «ворота» для инвазии у асцидий — их сифональные отверстия.

Заселение микробиотопов тела асцидий, по всей вероятности, осуществлялось неоднократно и независимо представителями различных групп копепод. А в некоторых случаях имеет место и коэволюция, направленная на углубление взаимоотношений в конкретных парах видов копепод и асцидий. Для одиночных и колониальных форм характерны следующие местообитания, используемые веслоногими.

Первым, по-видимому, заселяется наиболее доступный микробиотоп — бранхиальный мешок (branchial basket = branchial cavity = pharynx) асцидий (рис. 10, *б*, *в*, *г*). Обитание в хорошо защищенной от внешних воздействий полости с постоянным притоком свежей воды, обеспечивающим хорошую аэрацию и поступление

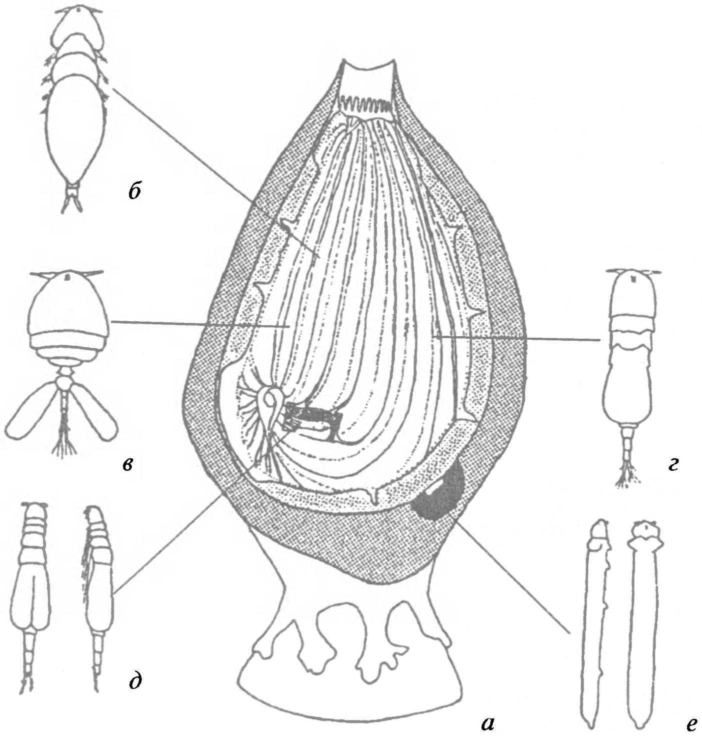


Рис. 10. Распределение различных видов паразитических копепод по микробиотопам тела асцидии — хозяина (*Microcosmus sabatieri*).

а — схематическое изображение асцидии; *б* — *Doropygus pulex*; *в* — *Lichomolgus* sp.; *г* — *Notodelphys acanthomela*; *д* — *Ascidicola rosea*; *е* — *Ophioseides joubeni* (по: Monniot, 1961, с изменениями).

Fig. 10. Variants of microhabitats engaged by copepods in organism of solitary ascidian host *Microcosmus sabatieri*.

пищи, возможность практически беспрепятственно выводить во внешнюю среду личинок, по-видимому, и определили привлекательность этого микробиотопа для веслоногих.

В дальнейшем происходит проникновение симбионтов (паразитов) в глубь организма хозяина, в органы, имеющие прямую связь с бранхиальным мешком. Такими органами, в первую очередь, являются полости кишечника и печеночного выроста, где локализовано подавляющее большинство представителей подсем. Enteropsinae (все виды рода *Enteropsis*). В этом случае вывод личинок во внешнюю среду сопряжен с определенными трудностями. Обычно яйцевые мешки на определенной стадии зрелости обнаруживаются в бранхиальной полости асцидии, правда, пока не очень ясно, каким путем они туда попадают.

Реже наблюдается переход к паразитированию в различных отделах кровеносной системы. Так, два вида нотодельфиид обитают в лакунах кровеносной системы (рис. 10, *д*); *Scolecodes huntsmai* — в субэндостилярном кровеносном сосуде, и, как уже отмечалось выше, *Scolecimorpha joubeni* поселяется в кровеносных сосудах туники (Dudley, Illg, 1991).

По крайней мере один вид (из монотипического семейства Intramolgidae) переходит к паразитированию в полости, ограниченной туникой и стенкой тела хозяина — одиночной асцидии. В этом случае мы сталкиваемся, по-видимому, с наиболее специализированным вариантом паразито-хозяинных отношений, поскольку интрамольгус не просто использует своего хозяина как источник пищи и среду обитания (что характерно для других видов копепод, ассоциированных с асцидиями), но, активно воздействуя на физиологию и изменяя характер жизнедеятельности своего хозяина (по моим предположениям), использует его как выводковую камеру и запас пищи для своих развивающихся личинок.

У колониальных асцидий к уже описанным микробиотопам добавляются заднебрюшная часть зооидов (postabdomen), общая клоакальная полость колонии, перибранхиальная, перивисцеральная, эпикардиальная полость и матрикс колонии, который наиболее плотно заселен веслоногими (Illg, Ooishi, 1977; Dudley, Illg, 1991).

Как видно даже из этого перечня, количество вариантов местообитаний, предоставляемых колониальными асцидиями веслоногим, гораздо больше, нежели представляемое одиночными асцидиями.

Однако в обоих случаях мы сталкиваемся с тем, что подавляющее большинство этих микробиотопов (за исключением матрикса колониальных форм) является полостями того или иного генезиса. Вероятно, возможность относительно просто выводить личинок во внешнюю среду по системе связанных между собой полостей и определяет приуроченность копепод к последним. Исключение составляют только формы, подобные интрамольгусу, чьи личинки полностью утилизируют мягкие ткани хозяина и выходят во внешнюю среду, прорывая сильно ослабленную тунику.

Морфологические преобразования у копепод, ассоциированных с асцидиями, имеют место всегда. При наличии общих тенденций, таких как значительная редукция конечностей и утрата в той или иной степени внешней сегментации, можно выделить 2 основных типа морфологических адаптаций.

Веслоногие, локализующиеся в достаточно больших полостях (например, бранхиальной), приобретают вздутую, приближающуюся к шаровидной форму тела (рис. 10, *в*). Те же, кто обитает в трубковидных органах (кишечник, лакуны кровеносной системы), характеризуются гусеницевидной (eruciform) формой тела, как наиболее приспособленной для существования в таких условиях (рис. 10, *д*, *е*).

Асцидии являются очень интересной и важной группой хозяев для веслоногих и в том плане, что здесь реализуются практически все возможные варианты взаимоотношений в системе паразит—хозяин. Однако этим проблемам до сих пор не уделялось должного внимания в силу сложностей в определении истинного характера взаимоотношений симбионта и хозяина.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя приведенный выше обзор местообитаний, можно выделить 5 основных типов микробиотопов, объединяющих различные органы и части тела организма хозяина: поверхность тела, узкие трубчатые полости, крупные полости, соединенные с внешней средой, полости (в том числе и тела), относительно отграниченные от внешней среды, и одновременное существование паразита и внутри организма хозяина, и во внешней среде (мезопаразиты) (табл. 1, 2). Некоторые из этих микробиотопов остаются незаселенными в разных группах хозяев в силу разных причин (табл. 1). В качестве примера можно привести мшанок, у которых, как уже отмечалось ранее, до сих пор не обнаружены эндопаразитические веслоногие. Вполне вероятно, что барьером для заселения всех микробиотопов, кроме поверхности тела мшанок, может служить малый размер зооидов в сравнении с размером копепод.

1. Поверхность тела бентосных беспозвоночных, если рассматривать ее в качестве микробиотопа, характеризуется тем, что условия существования в нем по многим параметрам отличаются от существования во внешней среде на любом другом субстрате. Определяющую роль для копепод в этом случае, по-видимому, играет трофическая зависимость. Существует несколько направлений в развитии адаптаций, характерных в той или иной степени для всех водных эктопаразитических ракообразных и имеющих одну функциональную задачу — помочь эктосимбионту (эктопаразиту) удержаться на поверхности тела хозяина. Во-первых, получают значительное

ТАБЛИЦА 1

Варианты микробиотопов, предоставляемых хозяевами-беспозвоночными копеподам

Table 1. The variants of microhabitats presented by invertebrate-host to parasitic (associated) copepods

Микробиотопы	Таксономическая принадлежность хозяина						
	Porifera	Bryozoa	Polychaeta	Mollusca	Crustacea	Echinodermata	Ascidiacea
Поверхность тела	+	+	+	+	+	+	?
Узкие трубчатые полости (каналы кровеносной системы, кишечник, канальная система губок)	+	?	+	+	?	+	+
Крупные полости, соединенные с внешней средой (мантийная полость, жаберная полость, бранхиальный мешок, марсупиум, бурсальные полости)	×	×	×	+	+	+	+
Полости, относительно отграниченные от внешней среды	×	?	+	+	?	+	?
Мезопаразиты	×	?	+	+	+	?	?

Примечание. *Прямой крест* — микробиотоп занят; *косой крест* — в данной группе хозяев микробиотоп отсутствует или не может быть реализован; *знак вопроса* — микробиотоп имеется но не занят.

Indication. + — microhabitat is engaged; × — at this host's group the microhabitat is absent or cannot be realized; ? — microhabitat is present but free.

развитие максиллулы и максиллипеды, приобретая вид больших крючьев, которыми рак плотно закрепляется на поверхности тела хозяина и имеет возможность передвигаться по ней, не опасаясь быть смытым. Во-вторых, тело в той или иной степени уплощается в дорсо-вентральном направлении. Просома расширяется и образует так называемый «головной щит» (cephalic shield), позволяющий симбионту плотно прижиматься к поверхности тела хозяина и в значительной степени избегать смыва с хозяина током воды (табл. 2). В отдельных случаях эктопаразиты стимулируют образование галлов в покровных тканях хозяина, что также обеспечивает постоянное существование на хозяине без угрозы потери последнего. Однако это явление не получило широкого распространения и отмечено только для некоторых групп ракообразных и иглокожих хозяев.

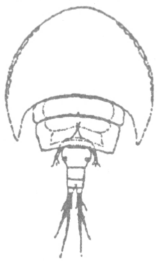
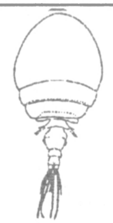
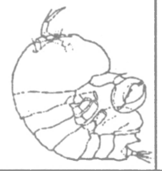
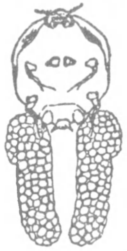
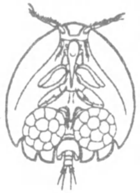
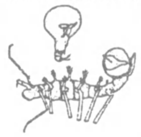
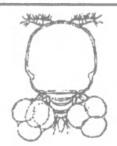
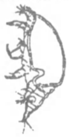
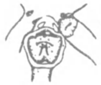
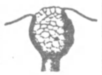
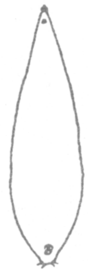
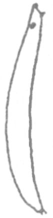
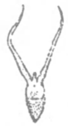
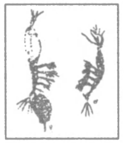
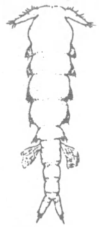
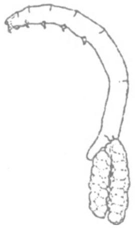
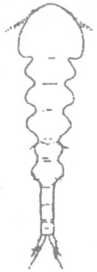
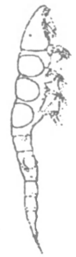
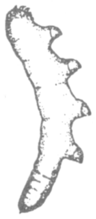
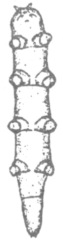
2. Узкие трубчатые полости организма хозяина — неважно, являются ли они частью внешней среды, как в канальной системе губок, либо частью внутренней среды организма, как каналы кровеносной системы, или это узкие участки пищеварительного тракта — всегда жестко лимитируют размеры и форму поселяющихся в них симбионтов. Последние характеризуются сильным изменением строения: редуцируются конечности (часто очень значительно), утрачивается в той или иной степени сегментация, тело приобретает вытянутую, гусеницевидную форму (табл. 2). Это единственный тип микробиотопа, занимаемый как эктопаразитами (в случае с *Spongicola uncifer* из канальной системы губок), так и эндопаразитами во всех прочих случаях.

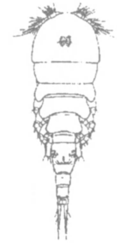
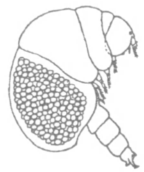
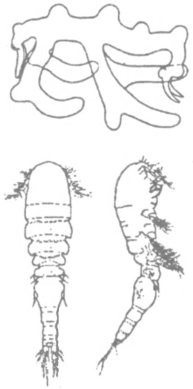
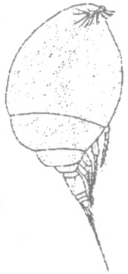
3. Крупные полости, соединенные с внешней средой. К этому типу микробиотопов относятся образования различного генезиса, такие как мантийная полость моллюсков, жаберная полость и марсупиум ракообразных, бурсальные полости офиур и бранхиальный мешок асцидий. Все они характеризуются относительной отграниченностью

ТАБЛИЦА 2

Направления эволюции морфотипов паразитических веслоногих в зависимости от микробиотопа, в котором обитают паразиты

Table 2. Trends of evolution of morphotypes parasitic copepods in depending on locality on/in the organism of host

Микробиотопы	Группы хозяев						
	Porifera	Bryozoa	Polychaeta	Mollusca	Crustacea	Echinodermata	Ascidiacea
Поверхность тела		 				   	
Узкие трубчатые полости (каналы кровеносной системы, кишечник, канальная система губок)	 		 	 		 	 

Крупные полости, соединенные с внешней средой (мантийная полость, жаберная полость, брапхиальный мешок, марсупиум, бурсальные полости)	X	X	X				
Полости, относительно отграниченные от внешней среды	X	X					
Мезопаразиты	X						

от внешней среды и достаточно большим (по сравнению с размерами копепод) объемом. В таких полостях паразиты в достаточной степени защищены от факторов внешней среды и имеют постоянный источник пищи либо в виде элементов тела или выделений хозяина, либо пищевых частиц, заносимых током воды. Морфологические изменения у обитателей этого микробиотопа двунаправлены. Они практически отсутствуют у подавляющего большинства веслоногих, живущих в мантийной полости пластинчатожаберных моллюсков. С другой стороны, обитатели жаберной полости и марсупиума ракообразных, бурсальных полостей офиур и бранхиального мешка асцидий характеризуются наличием сильных видоизменений формы. Обычно раки в той или иной степени утрачивают сегментацию, конечности редуцируются. Тело, как это имеет место у видов рода *Sphaeronella* (табл. 2), вздувается. Также характерны изменения в ходе жизненного цикла: наблюдается тенденция к сокращению свободноживущих стадий развития (развитие науплиальных стадий протекает еще под яйцевой оболочкой). В этом случае вылупляются уже не науплиусы, а копеподитные стадии, сразу переходящие к активному пелагическому существованию.

4. Внутренние полости организма хозяина. Этот тип микробиотопов у разных групп хозяев развит в различной степени. К нему мы относим целом полихет, лакунарную систему моллюсков, миксоцель ракообразных, собственно полость тела (целом) иглокожих и полость тела асцидий (табл. 2). Наблюдаются два основных направления морфологических изменений веслоногих при существовании в этом микробиотопе. В первом случае паразиты не изменяются и сохраняют исходный план строения, подобно предковым свободноживущим формам. Во втором — паразиты подвергаются сильным трансформационным изменениям и локализуются либо непосредственно в полостной жидкости, либо окружены цистой.

5. Последний тип микробиотопов является самым специфическим. Одновременное существование в двух средах — внешней среде (среде второго порядка) и внутренней среде (среде первого порядка) ведет к полной утрате исходной организации свойственной предковым формам (табл. 2). Тело паразитов (Марченков, 2001) морфологически и функционально подразделяется на два эволюционно новых образования — эктосому и эндосому.

Подводя итоги проведенного анализа, отметим выявленные закономерности становления и эволюции паразито-хозяинных отношений между морскими беспозвоночными и ассоциированными с ними веслоногими.

Так, при становлении эктопаразитизма веслоногие приобретают ряд характерных морфологических изменений. Во-первых, тело копепод обычно претерпевает дорсовентральное уплощение и расширение просомы. Образуется так называемый «головной щит» (cephalic shield), позволяющий симбионту плотно прижиматься к поверхности тела хозяина и избегать смыва с последнего током воды (табл. 2). Во-вторых, получают значительное развитие отдельные пары конечностей цефалосомы, позволяющие раку дополнительно закрепляться на поверхности тела хозяина. Обычно это максиллулы и максиллипеды, которые приобретают вид больших крючьев.

Переход к эндопаразитизму у веслоногих осуществляется двумя путями. В первом случае паразиты проникают внутрь тела хозяина через естественные отверстия, ведущие в различного рода полости. Обычно эти полости связаны с размножением, как например бурсальные полости офиур, марсупиумы ракообразных, бранхиальные полости асцидий. При этом полностью блокируется формирование половых продуктов хозяев, т. е. имеет место явление паразитарной кастрации (так, например, при заражении представителями сем. Nicothoidae).

Пероральное заражение бентосных беспозвоночных, равно как и кишечный паразитизм, не получили широкого распространения среди веслоногих (за исключением представителей сем. Ascidicolidae). В тех же случаях, когда оно имеет место, то не сопровождается значительными изменениями физиологии паразитов, а выражено только в трансформации формы тела последних (табл. 2). Питание в этом случае происходит за счет поглощения паразитом обычным путем части пищи хозяина и/или его слизевого шнура.

В другом случае становление эндопаразитизма происходит непосредственно путем прободения покровов хозяина. Дальнейшая эволюция взаимоотношений может протекать по двум направлениям. Либо происходит разделение тела паразита на экто- и эндосому, что приводит к возникновению мезопаразитов, либо полное проникновение паразита внутрь организма хозяина приводит к становлению настоящего эндопаразитизма, как например у представителей семейства Xenocoelomidae (табл. 2).

Тканевой паразитизм в чистом виде среди веслоногих неизвестен.

Максимальное достижение копепод в этом направлении ограничивается заякориванием в тканях хозяина, как то мы видим у мелиннахерид и херпиллобиид. Единственный описанный случай с представителями сем. Cucumaricolidae, который можно отнести к истинно тканевому паразитизму, на мой взгляд, требует подтверждения.

Список литературы

Авдеев Г. В., Авдеев В. В. Neomenicola gibber gen. et sp.n. (Lichomologidae) — эндопаразитическая копепода от беспанцирного моллюска (Aplacophora) из тихоокеанских вод Японии // Зоол. журн. 1991. Т. 70, вып. 2. С. 142—147.

Авдеев Г. В., Сиренко Б. И. Chitophilidae fam.n. — новое семейство паразитических копепод от хитонов северо-западной пацифики // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 4. С. 370—374.

Горышина Е. Н., Чага О. Ю. Сравнительная гистология тканей внутренней среды с основами иммунологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1997. 319 с.

Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л., 1941. 286 с.

(Иваненко В. Н., Смуров А. В.) Ivanenko V. N., Smurov A. V. Asterocheres flustrae n.sp. (Copepoda: Siphonostomatoida: Asterocheridae) associated with Flustra foliacea L. (Bryozoa) from the White Sea // Systematic Parasitology. 1997. N 38. P. 111—130.

Иванов А. В. Морфологические адаптации к паразитическому образу жизни. Проблемы общей паразитологии // Уч. зап. ЛГУ. 1937. Сер. Биол. Т. 3, вып. 4, № 13. С. 53—94.

(Камальтынов Р. М., Черных В. И., Слугина З. В., Карабанов Е. Б.) Kamaltynov R. M., Chernykh V. I., Slugina Z. V., Karabanov E. B. The consortium of the sponge Lubomirskia baicalensis in the Lake Baikal, East Siberia // Hydrobiologia. 1993. N 271. P. 179—189.

Марченков А. В. Особенности паразитизма веслоногих и корнеголовых раков // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 2. С. 89—97.

Павловский Е. Н. Организм как среда обитания // Природа. 1934. № 1. С. 80—91.

Рыбаков А. В., Долматов И. Ю. Внутреннее строение паразитической копеподы Cucumaricola curvatus (Copepoda, Cucumaricolidae) // Зоол. журн. 1991. Т. 70, вып. 12. С. 44—54.

Bowman T. E., Kornicker L. S. Two new Crustaceans: the parasitic copepod Sphaeronellopsis monotrix (Choniostomatidae) and its myodocopid ostracod host Parasterope pollex (Cylindroleberidae) from the southern New England Coast // Proceed. U. S. Nat. Mus. 1967. Vol. 123, N 3613. P. 1—28.

Boxshall G. A. A review of the copepod endoparasites of the brittle stars (Ophiuroida) // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Miscellanea, Zool. Ser. 1988. Vol. 54, N 6. P. 261—270.

Boxshall G. A., Defaye D. Copepodes nouveaux (Siphonostomatoida, Nicothoida) parasites de cumaces et de decapodes profonds // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., Paris. 1995. 4e Ser., Sect. A. T. 17, N 3—4. P. 283—296.

Boxshall G. A., Harrison K. New nicothoid copepods (Copepoda: Siphonostomatoida) from an amphipod and from deep-sea isopods // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. 1988. Miscellanea, Zool. Ser. Vol. 54, N 6. P. 285—299.

Boxshall G. A., Lincoln R. J. Some new parasitic copepods (Siphonostomatoida: Nicothoidae) from deep-sea asellote isopods // J. Nat. Hist. 1983. N 17. P. 891—900.

Bradford J. M. New parasitic Choniostomatidae (Copepoda) manly from Antarctic and Subantarctic Ostracoda // New Zealand Oceanographic Inst. Memoir. 1975. N 67. P. 36.

Bresciani J., Lutzen J. The anatomy of Aphanodomus terebellae (Levinsen) with remarks on the sexuality of the family Xenocoelomidae nov. fam. (Parasitic Copepoda) // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur., Paris. 1966. 2e Ser. T. 37, N 5. P. 787—806.

Bresciani J., Ockelmann K. W. Axinophilus thyasirae gen. et sp. nov., a parasitic copepod from the bivalves Thyasira flexuosa and T. sarsi // Ophelia. 1966. N 3. P. 179—182.

Dudley P. L., Illg P. L. Marine Flora and Fauna of the Eastern United States. Copepoda, Cyclopoida: Archinotodelphyidae, Notodelphyidae, and Ascidicolidae // NOAA Technical Rep. NMFS. 1991. N 96. P. 39.

Gotto R. V. The association of copepods with marine invertebrates // Adv. Mar. Biol. 1979. N 16. P. 1—109.

Gotto R. V. Commensal and parasitic copepods associated with marine invertebrates (and whales): keys and notes for identification of the species // Synops. Brit. Fauna. 1993. New Series. N 46. P. 1—264.

Hamond R. The marine and brackish-water Copepods of Norfolk: Calanoida, Misophrioida, Cyclopoida, Monstrilloida, Notodelphyoida and incertae sedis // Cah. Biol. Marine. 1973. N 14. P. 335—360.

Hansen H. J. The Choniostomatidae. A family of copepoda, parasites on crustacea malacostraca. Copenhagen, 1897. 206 p.

Hansen H. J. Echinocheres globulosus, n. gen., n., sp., a Copepod parasitic in spines of an Echinothurid // Videnskabelige Meddelelser Fra Den Naturhistoriske Forening i Kjobenhavn. 1902. P. 437—449.

Heegard P. Antarctic parasitic copepods and an ascothoracid cirriped from brittlestars // Videnskabelige Meddelelser Fra Den Naturhistoriske Forening i Kjobenhavn. 1951. N 113. P. 171—190.

Hegner R. W. Animal parasitology (with special reference to man and domesticated animals). N. Y.: The Century CO, 1929. 731 p.

Ho J.-S. Ismaila occulta, a new species of poecilostomatoid copepod parasitic in a dendronotid nudibranch from California // J. Crust. Biol. 1981. Vol. 1, N 1. P. 130—136.

Ho J.-S., Thatcher V. E. A new family of cyclopoid copepods (Ozmanidae) parasitic in the hemocoel of a snail from the Brasilian Amazon // J. Nat. Hist. 1989. Vol. 23. P. 903—911.

Humes A. G. A review of the copepods associated with holothurians, including new species from the Indo-Pacific // Beaufortia. 1980. Vol. 30, N 4. P. 31—123.

Humes A. G. Siphonostomatoid copepods (Asterocheridae) associated with the sponge Dysidea in the Moluccas // Systematic Parasitology. 1996. Vol. 35m. P. 157—177.

Humes A. G., Dojiri M. Current concepts of Taeniacanthid Copepods associated with Echinoidea // Crustaceana. 1984. Suppl. 7. P. 258—266.

Humes A. G., Ho J.-S. Mytilicola fimbriatus sp.n. a cyclopoid copepoid parasitic in marine pelecypod, Arca decussata, in Madagascar // J. Parasitol. 1970. Vol. 56, N 3. P. 584—587.

Humes A. G., Stock J. H. A revision of the family Lichomolgidae Kossman, 1877, Cyclopoid Copeppods mainly associated with marine invertebrates // Smith. Contrib. Zool. 1973. N 127. 368 p.

Illg P. L. North American copepods of the family Notodelphyidae // Proc. U. S. Nat. Mus. Smiths. Inst. 1958. Vol. 107, N 3390. P. 463—649.

Illg P. L., Ooishi S. Haplostominae (Copepoda, Cyclopoida) associated with compound ascidians from the San Juan Archipelabo and vicinity // Spec. Publ. Seto. Mar. Biol. Lab. 1977. Ser. 5. P. 1—154.

Klitgaard A. B. The fauna associated with outer shelf and upper slope sponges (Porifera, Demospongidae) at the Faroe Islands, Norteastern Atlantic // Sarsia. 1995. Vol. 80, N 1. P. 1—65.

Laubier L. La morphologie des pieces buccales chez les Splanchnotrophidae (Copepodes parasites de Mollusques) // Crustaceana. 1964. N. 7. Pt 3. P. 167—174.

Medioni A., Soyer J. Laophonte ? drachi n.sp. copepode harpacticoide associe au bryozoarie Schismopora armata (Hincks, 1860) // Vie Et Milieu. Bull. Du Laboratoire Arago. 1966. Serie A: Biologie marine. Vol. 17, fasc. 2-A. P. 1053—1063.

Medioni A., Soyer J. Copepodes Harpacticoides de Banyuls-sur-Mer: quelques formes recoltees sur des bryozoaires // Vie Et Mulieu. Bull. Du Laboratoire Arago. 1967. Serie A: Bioogie marine. Vol. 18, fasc. 2-A. P. 317—343.

Nagasawa K., Bresciani J., Lutzen J. Ischnochitonica japonica new species (Copepoda), a parasite of Ischnochiton (Ischnoradsia) kahodadensis (Pilsbry) (Polyplacophora: Ischnochitonida) from the Sea of Japan // J. Crust. Biol. 1991. Vol. 11, N 2. P. 315—321.

O'Reilly M. Parasitic and commensal copepoda // Benthic Biodiversity in the Southern Irish Sea / Eds A. S. Y. Mackie, P. G. Oliver, E. I. S. Rees. Studies in Marine Biodiversity and Systematics From the National Museum of Whales. BIOMOR Reports. 1995. N 1. P. 62—69.

O'Reilly M. A guide to polychaete-infesting copepods from British waters // Porcupine Newsletter. 1991. Vol. 5, N 3. P. 63—70.

Rottger R. Okologie und Postlarvalentwicklung von Scottomyzon gibberum, eines auf Asterias rubens parasitisch lebenden Copepoden (Cyclopoida siphonostoma) // Marine Biology. 1969. Vol. 2, N 2. P. 145—202.

Silen L. Clionophilus vermicularis n. gen. n. sp., a copepod infecting the burrous sponge, Cliona // Zoologiska Bidrag Fran Uppsala. 1963. N 35. P. 269—288.
Vader W. Notes on norvegian marine Amphipoda. 7. Amphipod associates of Geodia sponges in western Norway // Fauna Norv. 1984a. Ser. A. N 5. P. 14—16.
Vader W. Notes on norvegian marine Amphipoda. 8. Amphipods found in association with sponges and tunicates // Fauna Norv. 1984b. Ser. A. N 5. P. 16—21.

ЗИН РАН, С.-Петербург, 199034 Поступила 10 XI 2000

SOME PECULIARITIES OF RELATIONSHIPS BETWEEN PARASITIC COPEPODS AND THEIR INVERTEBRATE HOSTS

A. V. Marchenkov

Key words: Symbiotic copepods, parasitic copepods, invertebrate hosts, parasitism, parasite-host interrelationship.

SUMMARY

According to the rule of academican E. N. Pavlovskiy, any organism of host is an environment of inhabit for a parasite (Pavlovskiy, 1934). It was analysed, which «ecological niche» or microbiotop (= microhabitat) is occupied by this or that species of symbiotic (parasitic) copepods in organisms of different groups invertebrate-hosts.

The assumption lying in a basis of the given analysis means that each group of hosts may give to cohabitants only certain variants of microbiotopes independently on the general morphological structure and life mode of hosts.

Five types of microbiotops offered by various groups of hosts for symbiotic copepods are designated (табл. 2).

1. The body surface of benthic invertebrates as a microbiotope is characterized by conditions being little different (concerning any kind of physical and chemical influences on copepods) from those in external environment on any other substrate. Apparently a trophical dependence plays a determining role in this case. There are certain directions in a development of adaptations, which are characteristic in some extent for all water ectoparasitic crustaceans and have one functional task — to help to an ectoparasite to keep itself on a surface of host body. In the first, the maxillules and maxillipeds significantly are developed, they get a form of large claws, with which the dopepods are strongly attached on a surface of host body and have an apportunity to move on it without a danger to be washed off. In the second, the form of the body undergoes a dorso-ventral expression and expansion of prosome, forms a cephalic shield allowing to the symbiont to press itself tightly to the host body surface and to avoid the loss of host (tab. 2). In occasions, some ectoparasites stimulate the formation of galls in skin tissues of the host, that also provides the parasite with constant conditions, without any threat to lose the host. However, this phenomenon has not a wide distribution and is observed in some groups of crustacean and echinoderm hosts.

2. The narrow tubular cavities in the organism of host either they are a part of external environment (as in channel system of spongia) or a part of internal environment of organism (as channels of blood system or thin parts of a digestive system) have always rigidly limited sizes and form. Characteristics of all parasites occupying this microbiotopes are the strong transformations. They are expressed by the reduction of legs or any other appendages (frequently in a significant degree), loss of segmentation to some extent and in eruciform (or vermiform) form of a body (tab. 2). This microbiotope is occupied by an ectoparasite in one case only (*Spongicola uncifer* from channel system of spongia) and by endoparasites in all other cases.

3. Large cavities connected with external environment. The formations of various genesis, such as mantle cavity of molluscs, gill cavity and marsupium of crustaceans, bursal cavity of ophiuroids and branchial cavity of ascidians, concern this type of microbiotopes. All of them are characterized by the relative difference from the external environment and rather large volume (in comparison to sizes of copepods), that provides the parasites with a sufficient protection from factors of the external environment and constant source of food such as elements of host body or food's particles brought by the water flow. Morphological changes in inhabitants of the microbiotope have two directions. They practically are absent in the overwhelming majority copepods, living in the mantle of cavity of the lamellibranches. On the other hand, the inhabitants of gill cavity and marsupium of crustaceans, bursal cavities of ophiuroids and branchial cavity of ascidians are characterized by the presence

of strong transformations. Usually there are expressed in a loss of segmentation to some extent, reduction of appendages and swelling of body, as in species of the genus *Sphaeronella* (tab. 2). Changes are also observed in the life cycle: the tendency to reduce stages of development (development of nauplii stage, which takes place under the ovarial cover). In this case the copepodid stages hatch from the ova.

4. The internal cavity of organism of host. This type of microbiotopes in different groups of the hosts is represented in a various degree. We recognise it in a coelome of polychaetes, lacunar system of molluscs, mixocoel of crustaceans, coelome of echinoderms and cavity of body in ascidians. Two basic evolutionary directions are observed in copepods occupying this microbiotope. In the first case, the parasite is not exposed to transformations and keeps the initial plan of structure as in ancestral free-living forms. In the second case the parasites are exposed to strong transformations, they either live directly in cavity's liquid, or are surrounded by a cyst (as in Cucumaricolidae).

5. Microbiotope of the last type is most specific. The simultaneous existence in two environments — external environment (environment of the second order) and internal environment (environment of the first order) leads to the complete loss of ancestral type in a structure and level of organisation. At the same time both morphological and functional division of the parasite body into two parts produces a new formation — the ectosome and endosome. In this case we deals with the phenomenon of mesoparasitism.